施氮和短时光辐射变化条件下毛竹幼苗光合限速因子分析

黄润霞[1]，孟金柳[1]，周本智[1*]，程信金[2]，羊美娟[2]，
汤丽萍[2]，王利仙[2]，羊荣富[2]
（1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所，浙江钱江源森林生态系统国家定位观测研究站，杭州 311400；
2. 浙江省建德市新安江林场，浙江 建德 311600）

摘要：为了解析施氮和短时光辐射变化下毛竹幼苗的光合限速因子，利用改进的 Farquhar模型研究了毛竹幼苗的光合特性。该文对毛竹幼苗进行施氮处理，并在不同光照辐射条件下（高光：1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1}， 低光：200 μmol·m^{-2}·s^{-1}）测定其光响应曲线和CO_2响应曲线。结果表明：经过施氮处理的毛竹幼苗生物量显著高于对照，且光饱和最大净光合速率（P_{Lmax}）、表观羧化速率（*CE*）、最大羧化速率（V_{cmax}）和最大电子传递速率（J_{max}）均显著高于对照。短时的高光照条件下，毛竹幼苗的 CO_2 饱和最大净光合速率（P_{Cmax}）、*CE*、叶肉细胞导度（g_m）、磷酸丙糖利用率（T_p）、CO_2 饱和点（*CSP*）均显著大于低光照水平的植株。此外，施氮处理并未改变毛竹幼苗的 g_m 大小，而短时光辐射的降低则使得植株的 g_m 减少了 60.31%。因此，氮素处理可以通过较高的 V_{cmax} 和 J_{max} 使得毛竹幼苗在光合作用过程中催化 Rubisco 蛋白酶的数量和活性较高，促进了光合磷酸化和 NADPH 的合成，提高了 RuBP 的再生速率，促使毛竹幼苗能够充分进行光合碳同化，促进毛竹的高生长以及生物量积累。可以推断对未添加氮素的植株来说，Rubisco（1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/氧化酶）的含量、活性和 RuBP（1,5-二磷酸核酮糖）的再生能力是其光合限速因子。光照异质性影响了毛竹叶片内部的光合生理生化变化，光照强度的降低能够有效地调控 g_m 和 T_p 的变化，毛竹幼苗的光合作用主要受到 g_m 和 T_p 的限制。施氮和短时光辐射的改变影响了毛竹幼苗的光合作用和碳获取，同时对毛竹幼苗的生长和更新造成了影响。

中图分类号：Q945；S795.7 **文献标识码：**A
关键词：毛竹，氮肥，光辐射变化，光合限速因子

Limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis*

收稿日期：2021-04-07
基金项目：国家自然科学基金（31670607）；中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目（RISF2013002）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670607); Basic Scientific Research Funds Programs in National Nonprofit Scientific Research Institutes (RISF2013002)]。
作者简介：黄润霞（1993-），博士研究生，主要从事森林生态学研究，(E-mail) runxia.huang@foxmail.com。
[*]**通信作者：**周本智，研究员，博士研究生导师，主要从事森林生态与气候变化研究，(E-mail) benzhi_zhou@126.com。

seedlings treated with nitrogen addition and short-term of irradiance change

HUANG Runxia[1], MENG Jinliu[1], ZHOU Benzhi[1*], CHENG Xinjin[2], YANG Meijuan[2], TANG Liping[2], WANG Lixian[2], YANG Rongfu[2]

(1. *Research Institute of Subtropical Forestry*, *Chinese Academy of Forestry*, *Qiangjiangyuan Forest Ecosystem Research Station*, *State Forestry Administration*, Hangzhou 311400 , China; 2. *Zhejiang Jiande Xin Anjiang Forest Cener*, Jiande 311600, Zhejiang, China)

Abstract: In order to understand the limiting factors of photosynthesis of *Phyllostachys edulis* seedlings under nitrogen addition and short-term of irradiance change, an improved Farquhar model was used to study the photosynthetic characteristics of *P. edulis* seedlings with nitrogen addition. The light response curve and CO_2 response curve were measured under different short-term light radiation conditions (high light：1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1}, low light：200 μmol·m^{-2}·s^{-1}). The results showed that the biomass of *P. edulis* seedlings treated with nitrogen addition was significantly higher than that of control, and $P_{\rm Lmax}$, *CE*, $V_{\rm cmax}$ and $J_{\rm max}$ were significantly higher than those of control. In addition, $P_{\rm Cmax}$, *CE*, g_m, T_p and *CSP* of *P. edulis* seedlings under high light level were significantly higher than those of low light level. What's more, g_m has no difference after nitrogen addition, but it reduced 60.31% while the decrease of short-term radiation. In conclusion, *P. edulis* seedlings with nitrogen treatment increased the quantity and activity of Rubisco protease in photosynthesis process, promoted photosynthetic phosphorylation and NADPH synthesis, and improved the reqeneration rate of RuBP through higher $V_{\rm cmax}$ and $J_{\rm max}$, in order to fully assimilate photosynthetic carbon, promote the high growth and biomass accumulation. Therefore, it could be inferred that the content and activity of Ribulose bisphosphate carboxylase oxygenase (Rubisco) and regeneration capacity of RuBP were the limiting factors of the photosynthesis rate, for the control *P. edulis* seedlings with no nitrogen. Light heterogeneity affect the photosynthetic physiological and biochemical changes inside the leaves of *P. edulis*, the decreased of light intensity effectively regulated the change of g_m and T_p, indicating that the photosynthesis of *P. edulis* seedlings was mainly limited by g_m and $T_{p.}$ Nitrogen addition and the changes of short-term irradiance affected the photosynthesis and carbon acquisition of *P. edulis* seedlings, and also affected its growth and regeneration.

Key words: *Phyllostachys edulis*, nitrogen treatment, light radiation variation, limit states of photosynthesis

光合作用是植物生长的基础，是植物利用光能合成有机物的过程，为植物本身的生长提供能量，还可以维持大气的碳-氧平衡。Farquhar et al.（1980）提出利用 Farquhar-von Caemmerer-Berry 生物化学光合模型(FvCB 模型)模拟植物叶片内部的光合生理生化反应过程，分析不同环境条件下植物光合系统的内在生理变化。研究表明，影响 C_3 植物叶片光合碳反应的主要因素包括 Rubisco 酶含量和活性、RuBP 的再生能力以及光合产物—磷酸丙糖运出叶绿体的能力（Farquhar et al., 1980；Manter et al., 2004）。利用 FvCB 模型，引入植物叶片的 Rubisco 最大羧化速率（$V_{\rm cmax}$)、RuBP 再生最大速率（$J_{\rm max}$)、磷酸丙糖利用率（T_p）和叶肉细胞导度（g_m)等光合生理特征参数的变化趋势，可以据此判断植物光合能力的变化，研究植物光合特征对环境变化的响应（Sage, 1994; Evans & Loreto, 2000; Tholen et al., 2012）。

毛竹作为典型的 C_3 植物，因其生长快、用途广、经济价值高而一直备受人们的青睐（曹永慧等，2007），研究毛竹的光合特征可为将来毛竹林的经营管理提供理论依据。营养和光照条件是影响植物光合和生长的两大重要因素。氮素对植物光合器官的合成和活性具有重要的调节作用，研究表明，叶片氮含量与叶片 Rubisco 酶含量呈正相关关系（Yamori et al., 2011；Xiong et al., 2015），从而间接影响叶片 Rubisco 酶的羧化能力（Nakano et al., 1997）。此外，叶片氮含量与 g_m 呈正相关（Xiong et al., 2015），因此可以推断叶片氮含量可能通过调控 g_m 的变化来影响植物的光合作用。而光照是植物进行光合作用必不可少的要素之一，光照强度的变化对植物叶片光合作用具有重要的影响，尤其是生活在林下多变光环境中的幼苗。不同植物对环境光照强度变化的适应性存在很大差异。光照强度较低时会影响植物的光合作用，影响植物的生长发育，光照强度过高也可能由于光抑制而影响植物的光合功能。研究光照强度对植物幼苗光合作用的影响，分析光环境变化对植物生长和更新的影响，为造林树种选择和结构配置，以及森林经营管理奠定理论基础。本实验选用毛竹幼苗进行施氮处理，进行了植物光合的光响应和 CO_2 响应曲线（A/C_i 曲线）的测定，并对毛竹幼苗在饱和光照水平和低光照水平分别测定 A/C_i 曲线，获得不同条件下毛竹幼苗的光合生理参数，以解决以下几个问题：(1) 氮素添加的毛竹幼苗通过哪些限速步骤的改善获得快速的生长；(2) 短时间光照条件的改变怎样影响植株的光合作用，处于不利光环境下的幼苗其光合限速因子是什么；(3) 氮素添加和短时间光照条件的变化是否改变毛竹幼苗的 g_m 值大小。

1 研究地概况及研究方法

1.1 研究地概况

试验设置在浙江钱江源森林生态系统定位观测研究站，经纬度为 119°56′—120°02′ E、30°03′—30°06′ N，属于中亚热带季风气候，降水充沛，年平均降水量 1 441.9 mm，气候温和，年平均气温 16.1 ℃，极端最高气温 40.2 ℃，极端最低-14.4 ℃（周本智和傅懋毅，2008）。

1.2 研究方法

1.2.1 毛竹幼苗的氮素处理

试验于 2014 年 4 月开始，试验苗木为健康、大小均匀的毛竹 2 年生实生幼苗 20 株，挖取该定位观测研究站内固定样地的土壤并过 1 cm 的钢筛以除去石块后，将毛竹幼苗种植于盆高 35 cm，盆径 30 cm 左右的花盆中，每盆装土约 5 kg，分别进行对照和施氮素处理，每组 10 株。施氮处理组中加入硝酸铵肥料，使每盆土壤供氮水平为纯氮 0.2 $g \cdot kg^{-1}$ (土)。

1.2.2 测定方法

2015 年 9—10 月（晴天）上午 9：00—12：00，每个处理选择 5 株生长良好的植株作为测定对象，选择自顶端向下第三或第四片完全受光的成熟叶，采用美国 Licor 公司 LI-6400 型便携式光合作用仪进行光响应曲线测定，采用原位测量方法，光合有效辐射强度分别设定 18 个梯度，具体为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、700、600、500、400、300、200、150、100、80、50、20、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，每个光强梯度下的平衡时间为 120 s，参考董志新等（2007）的方法对毛竹的净光合速率和光强的关系进行拟合。

测定毛竹叶片 CO_2 响应曲线时，测定时间和叶片选择同光响应曲线，根据光合作用光饱和点测定的结果，光源控制光强在 1 200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，光诱导 30 min，利用 Li-6400-01 液化钢瓶控制参比叶室中的 CO_2 浓度，设定 CO_2 浓度梯度为 400、300、200、100、50、300、450、500、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800、2 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，每个 CO_2 浓度梯度下的平衡时间为 120 s，测定并记录每个 CO_2 浓度梯度下的 P_n。

为了模拟植物叶片内部的光合生理生化反应过程，采用 Gu & Sun 改进的 FvCB 光合模型（Gu et al., 2010；Gu & Sun, 2013），获得植株的 V_{cmax}、J_{max}、g_m 和 T_p 等光合参数，预测

毛竹叶片活体光合系统的内在生理生化变化，加深对毛竹光合生理机制的理解。对生化模型无法计算的光合能力和 CO_2 饱和点，利用光合-CO_2 的经验模型进行估计（董志新等，2007）。

1.2.3　FvCB 模型

利用 Gu & Sun 改进的 FvCB 光合模型，假定 C_3 植物有相同的 Rubisco 酶动力常数（K_c 和 K_0），由于 FvCB 模型本身可能存在超拟合现象，一般把 Γ^* 作为输入常数，在进行模型拟合时采用变点模型，用特有的拟合方法进行拟合（Gu et al., 2010；Gu & Sun, 2013）。该拟合方案克服了 Rubisco 酶活性限制阶段到 RuBP 再生速率限制阶段转换点以及 RuBP 再生速率限制到 T_p 限制转换点分界人为划分的缺点，且获得的最佳阶段分配组合也符合这 3 个阶段的实际顺序，是一种较好的拟合方法（Gu et al., 2010）。

对于传统的 FvCB 模型，下列公式描述了植物的光合和其限速步骤：

假设 $C_c > (1+3\alpha)\,\Gamma^*$，

$$A = \min\left\{W_c, W_j, W_p\right\}\left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_c}\right) - R_d;$$

$$C_c = C_i - \frac{A}{g_m}。$$

式中：C_c 表示叶绿体内 CO_2 分压；α 表示光呼吸中未返回的乙醇酸所含 C 占的比例；Γ^* 表示叶绿体内 CO_2 补偿点；A 表示 CO_2 净吸收率；W_c 表示 Rubisco 限制下的羧化速率；W_j 表示 RuBP 再生限制下的羧化速率；W_p 表示 T_p 限制下的羧化速率；R_d 表示暗呼吸速率；C_i 表示胞间 CO_2 分压；g_m 表示叶肉 CO_2 导度。。

$$W_c = \frac{V_{cmax} C_c}{C_c + K_{co}};$$

$$K_{co} = K_c\left(1 + \frac{O}{K_o}\right)。$$

式中：V_{cmax} 表示最大羧化速率；K_{co} 表示合成参数；K_c 表示 CO_2 米氏常数；K_o 表示 O_2 米氏常数；O 表示 O_2 分压。

$$W_j = \frac{JC_c}{4C_c + 8\Gamma^*};$$

$$J = \frac{\sigma I + J_{max} - \sqrt{\left(\sigma I + J_{max}\right)^2 - 4\theta\sigma I J_{max}}}{2\theta}。$$

式中：J 表示电子的传递速率；J_{max} 表示最大电子传递速率；I 表示入射光强度；σ 是一个计算被分配到光系统 I 和光系统 II 中可利用光谱的叶片吸收率的合成参数；θ 是一个曲率参数。

$$W_p = \frac{3T_p C_c}{C_c - \left(1 + 3\alpha\right)\Gamma^*}。$$

式中：T_p 表示磷酸丙糖利用率。当 α 为 0 时，A_p=3T_p-R_d ，A_p 表示假定 T_p 限制下的 CO_2 净吸收率。

本实验采用的 FvCB 改进模型，参考 Gu et al.（2010）的方法拟合光合生理参数。

1.2.4 生物量测定

在处理 180 d 后，于 2015 年 10 月对毛竹全部幼苗进行整株收获，测量从土面至最长枝条顶端长度(cm)作为幼苗的株高；整株挖出清洗并于烘箱 80 ℃烘干至恒重，获得幼苗生物量（干重）数据。

1.3 数据处理

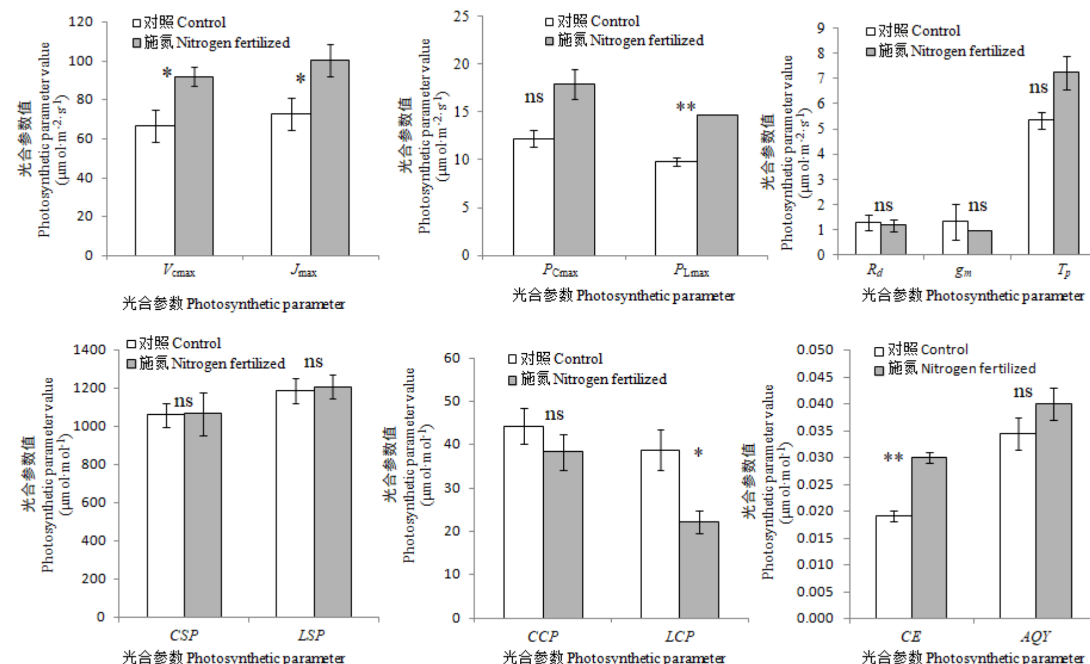
毛竹不同氮素处理间光合参数的差异及幼苗株高和生物量的差异性分析采用独立样本 T 检验 (Independent-Samples T test)；不同光辐射水平下对照毛竹幼苗光合参数的差异采用配对数据的 T 检验 (Paired-Samples T test)进行分析。

以上所有数据统计分析和绘图均在 SPSS13.0（SPSS Inc.，2005）和 Microsoft Excel 中完成。

2 结果分析

2.1 施氮对毛竹幼苗光合生理的影响

氮素处理的毛竹幼苗 P_{Lmax} 和 *CE* 显著大于对照幼苗，*LCP* 显著小于对照植株，说明氮素处理使得植株利用低光和低浓度 CO_2 能力较强，在饱和光强下光合能力强，生长旺盛。但氮素处理植株在 R_d、g_m 和 T_p 几项参数上并不占优势，同对照植株差异性不大（$P>0.05$），V_{cmax} 和 J_{max} 则显著大于对照植株（*P* 分别为 0.043 和 0.047）。另外，氮素处理并未改变植株的 CO_2 饱和点和补偿点。在饱和 CO_2 浓度下，施氮植株 P_{Cmax} 和对照也无显著差异（$P=0.062$），说明 CO_2 浓度的增加可在一定程度上弥补氮肥的缺失带来的影响（图 1）。从生长上来看，处理 180 天后氮素添加的植株无论在高生长和生物量积累方面都显著优于对照植株（表 1，$P<0.05$）。



数据=平均值±标准误。$\mathbf{V_{cmax}}$. 最大羧化速率；$\mathbf{J_{max}}$. 最大电子传递速率；$\mathbf{R_d}$. 光下暗呼吸速率；$\mathbf{g_m}$. 叶肉细胞导度；$\mathbf{T_p}$. 磷酸丙糖转运速率；$\mathbf{P_{Cmax}}$. CO_2 饱和最大净光合速率；$\mathbf{P_{Lmax}}$. 光饱和最大净光合速率；***CCP***. CO_2 补偿点；***LCP***. 光补偿点； ***CSP***. CO_2 饱和点；***LSP***. 光饱和点； ***CE***. 表观羧化速率；***AQY***. 表观量子效率。ns 表示无差异；*表示差异显著（$P < 0.05$）；**表示差异极显著（$P < 0.01$）。

Data=mean ±standard error. $\boldsymbol{V}_{\mathbf{cmax}}$. Maximum carboxylation rate; $\boldsymbol{J}_{\mathbf{max}}$. Maximum electron transport rate; $\boldsymbol{R}_{\boldsymbol{d}}$. Dark respiration rate; $\boldsymbol{g}_{\boldsymbol{m}}$. Mesophyll conductance; $\boldsymbol{T}_{\boldsymbol{p}}$. Triose phosphate utilization rate; $\boldsymbol{P}_{\mathbf{Cmax}}$. CO_2 saturated net photosynthetic rate; $\boldsymbol{P}_{\mathbf{Lmax}}$. Light saturated net photosynthetic rate; ***CCP***. Carbon dioxide compensation point; ***LCP***. Light compensation point; ***CSP***. Carbon dioxide saturation point; ***LSP***. Light saturation point; ***CE***. Carboxylation efficiency; ***AQY***. Apparent quantum yield. ns means not significant differences; * means significant differences（P<0.05）; ** means extremely significant differences（P<0.01）.

图 1 毛竹对照和施氮处理各光合参数比较

Fig. 1 Difference of photosynthetic parameters between nitrogen fertilized and control plants

表 1 毛竹对照和施氮处理植株株高和生物量比较

Table 1 Difference of height and biomass between nitrogen fertilized and controlled plants

处理 Treatments	株高 Height (cm)	生物量 Biomass (g)
对照 Control	28.5 ±4.6a	17.04 ±4.54a
施氮 Nitrogen fertilized	43.03 ±2.72b	56.27 ±10.66b

注：同列不同小写字母表示差异显著（P < 0.05）。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences (P < 0.05).

2.2 短时光辐射变化对毛竹幼苗光合参数的影响

由表 2 可知，对毛竹幼苗在高低两种有效光合辐射下测量其 A/C_i 曲线，低光时植株的 g_m、T_p、P_{Cmax}、CE 均显著小于高光照水平的植株（P<0.05），CCP 显著大于高光照水平植株（P<0.05）；V_{cmax} 和 J_{max} 则无明显差异，高光照水平和低光照水平植株的 CSP 存在临界显著性（P=0.052），高光照水平植株的 CSP 较高。有效光合辐射短时间的降低使得毛竹幼苗的 g_m 平均减少了 60.31%，T_p 减少了 46.44%，CCP 增加了 94.56%，P_{Cmax} 减少了 54.63%，而 CE 减少了 36.84%。

表 2 短时高光和低光水平下毛竹对照植株光合参数差异性比较

Table 2 Comparisons of photosynthetic parameters of *Phyllostachys edulis* control plants under high light and low light levels

光合参数 Parameters	高光 High light	低光 Low light	t	df	Sig(2-tailed)
V_{cmax}(μmol·m^{-2} s^{-1})	66.6 ±8.34	69.94 ±11.82	-0.111	2	0.922
J_{max}(μmol·m^{-2} s^{-1})	72.62 ±3.98	56.59 ±9.14	0.510	2	0.661
R_d(μmol·m^{-2} s^{-1})	1.28 ±0.2	2.11 ±0.81	-0.718	2	0.547
g_m(μmol·m^{-2} s^{-1})	1.31 ±0.2	0.52 ±0.03	4.828	2	**0.040**
T_p(μmol·m^{-2} s^{-1})	5.34 ±0.51	2.86 ±0.33	13.216	2	**0.006**
CCP(μmol·mol^{-1})	44.34 ±4.23	86.27 ±4.43	-11.215	2	**0.008**
CSP(μmol·mol^{-1})	1064.97 ±56.7	823.59 ±41.61	4.202	2	0.052
P_{Cmax}(μmol·m^{-2} s^{-1})	12.21 ±0.87	5.54 ±0.45	15.477	2	**0.004**
CE(μmol·mol^{-1})	0.019 ±0.001	0.012 ±0.002	7.738	2	**0.016**

注：表格中缩写具体见图 1。

Note: The abbreviations in the table are shown in Fig. 1.

3 讨论与结论

氮素对植物光合器官的合成和活性具有十分重要的调节作用（Maroco et al., 2002）。对毛竹的氮素处理结果可知，氮素处理的毛竹幼苗叶片较大，叶色深绿，从其光合参数分析，氮素处理植株的 P_{Lmax} 和 CE 显著大于对照幼苗，说明其利用 CO_2 能力较强，生长旺盛。施氮植株的 V_{cmax} 和 J_{max} 显著大于对照植株（P 分别为 0.043 和 0.047），这同前人的研究结果相同，因为随着叶片氮素含量的增加，光合作用的关键酶—Rubisco 含量呈同比例增加的趋势，叶片最大羧化速率也相应的提高（Maroco et al., 2002）；叶绿素含量也同比例增加（贾瑞丰等，2012），叶片最大电子传递速率也会相应的提高（Evans & Poorter, 2010; 张绪成和上官周平，2009）。但氮素处理植株在 R_d、g_m 和 T_p 几项参数上并不占优势，同对照植株差异性不大（P>0.05），这和已知的某些的研究结果并不一致，Sawada et al.（2005）和 Chen et al.（2001）的研究发现，施氮可降低同化产物积累，增加某些物种叶片 T_p，从而使磷酸丙糖对光合作用的限制降低（Zhang & Dang, 2006）；某些研究表明 g_m 也随着叶片氮素含量的增加而显著提高（Bown et al., 2009；Yamori et al., 2011）。我们的实验结果并未支持这些结论，可能是所研究物种间的差异造成的结果。而且也有学者认为叶肉导度是一个物理过程，其大小只受温度等影响 CO_2 分子运动的因素的影响（Sun et al., 2013），因此施氮本身可能不会改变植株的叶肉细胞导度大小。另外，氮素处理并未改变植株的 CO_2 饱和点和 CO_2 补偿点。总体说来，氮素处理的毛竹幼苗通过其较大的 V_{cmax} 和 J_{max} 获得优于对照植株的生长，使得其高生长和生物量积累方面都显著优于对照幼苗（P<0.05）；较高的 V_{cmax} 和 J_{max} 使得毛竹幼苗在光合作用过程中催化 Rubisco 蛋白酶的数量和活性较高，促进了光合磷酸化和 NADPH 的合成，提高了 RuBP 的再生速率，促使毛竹幼苗能够充分进行光合碳同化。反之，对未获得氮素添加的植株而言，Rubisco 的含量、活性和 RuBP 的再生速率则是其光合的限速因子。

光是植物生长、发育最重要的环境因子之一，因此一直被认为是植物群落特别是森林演替过程中促进物种替代的主要因子之一（姚志刚等，2010）。一般认为光照增加可以促进光合作用，有利于幼苗积累生物量，但是光照强度的不同会导致生物量分配的差异；在弱光条件下，植物幼苗为了增加对光的捕获，将更多的生物量分配到叶片中来（King, 2003），而在高光强条件下，随着蒸腾作用的增强，植物幼苗为了满足对水分的需求，将更多的生物量分配到植物根部（Poorter, 1999）。短时光辐射的改变，影响了毛竹幼苗的光合作用进程，这对于毛竹幼苗的碳获取及其存活和生长具有重要的作用。在高低两种有效光合辐射下，毛竹幼苗的一些光合参数表现出显著的差异（表 3），表现为高光强下植株的 P_{Cmax}、CE、g_m、T_p、CSP 均显著大于低光照水平的植株，结果表明低光照水平下植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 T_p 导致的，即处于不利光环境下的毛竹幼苗，叶肉细胞导度和磷酸丙糖的转运速率是其光合限速因子。研究表明，短时间内（几分钟内），光照强度的降低能够有效地调控 g_m 的大小（Douthe et al., 2011；Douthe et al., 2012；Xiong et al., 2015； Fini et al., 2016）。我们的研究也发现光照强度从 1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 降低至 200 μmol·m^{-2}·s^{-1} 使得毛竹幼苗的 g_m 平均降低了 60.31%。前人的研究表明，光照对 g_m 的影响，可能是通过影响叶绿体的运动、膨胀或者缩小造成的（Loreto et al., 2009）；也有研究认为光呼吸显著影响 g_m（Tholen & Zhu, 2011），低光照条件下，光呼吸减小，导致表观 g_m 降低，但是不能影响 g_m 对光照的响应（Douthe et al., 2011）。探讨光照异质性对植物幼苗的影响，有助于更好地了解植物幼苗更新和生长对光环境改变的响应，对森林群落的更新演替，生物多样性的维持等具有重要的意义。

通过对氮素添加的毛竹和对照毛竹幼苗光合特性的比较，发现（1）氮素处理的毛竹幼苗 P_{Lmax} 和 CE 显著大于对照幼苗，说明其在饱和光强下同化 CO_2 能力更强，通过其较大的

V_{cmax} 和 J_{max} 获得优于对照植株的生长；（2）氮素处理的毛竹幼苗 P_{Cmax} 和对照幼苗差异不显著，说明高浓度的 CO_2 可弥补氮素的缺失带来的影响；（3）分析高低两种光合有效辐射条件下对照植株的 A/C_i 曲线可知，高光强下植株的 P_{Cmax}、CE、g_m、T_p、CSP 均显著大于低光照水平的植株，结果表明低光照水平下植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 T_p 导致的；（4）氮素处理并未改变毛竹幼苗的 g_m 大小，而短时光辐射的降低则使得植株的 g_m 减少了 60.31%，其机理还有待于进一步研究。

参考文献：

BOWN HE, WATT MS, MASON EG, et al., 2009. The influence of nitrogen and phosphorus supply and genotype on mesophyll conductance limitations to photosynthesis in *Pinus radiate*[J]. Tree Physiol, 29(9): 1143~1151.

CAO YH, XIAO JH, CHEN SL, et al., 2007. The Effect of soil nutrient around broad-leaved trees on *Phyllostachys edulis* growth in the mixed forest [J]. J N For Univ (Nat Sci Ed), 31(6):43-47. [曹永慧，萧江华，陈双林，等. 2007. 竹阔混交林阔叶树下土壤养分对毛竹生长的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版, 31(6):43-47.]

CHEN GY, YONG ZH, LIAO Y, et al., 2005. Photosynthetic acclimation in rice leaves to free air CO_2 enrichment related to both ribulose-l, 5-bisphosphate carboxylation limitation and ribulose-l, 5-bisphosphate regeneration limitation[J]. Plant Cell Physiol, 46(7): 1036-1045.

DONG ZX, HAN QF, JIA ZK, et al., 2007. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO_2 concentration in different alfalfa varieties [J]. Acta Ecol Sin, 7(6): 2272-2278. [董志新，韩清芳，贾志宽，等，2007. 不同苜蓿（*Medicago sativa* L.）品种光合速率对光和 CO_2 浓度的响应特征[J]. 生态学报, 7(6): 2272-2278.]

DOUTHE C, DREYER E, EPRON D, et al., 2011. Mesophyll conductance to CO_2, assessed from online TDL-AS records of $^{13}CO_2$ discrimination, displays small but significant short-term responses to CO_2 and irradiance in Eucalyptus seedlings[J]. J Exp Bot, 62(15): 5335-5346.

DOUTHE C, DREYER E, BRENDEL O, et al., 2012. Is mesophyll conductance to CO_2 in leaves of three *Eucalyptus* species sensitive to short-term changes of irradiance under ambient as well as low O_2? [J] Funct Plant Biol, 39(5): 435-448.

EVANS JR, LORETO F, 2000. Acquisition and diffusion of CO_2 in higher plant leaves // LEEGOOD RC. Photosynthesis: Physiology and Metabolism [J]. Amsterdam: Academic Publishers, 321-351.

EVANS JR, POORTER H, 2001. Photostic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. Plant Cell Environ, 24(8): 755-767.

FARQUHAR GD, VON CAEMMERER S, BERRY JA, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species [J]. Planta, 149(1): 78-90.

FINI A, LORETO F, TATTINI M, et al., 2016. Mesophyll conductance plays a central role in leaf functioning of Oleaceae species exposed to contrasting sunlight irradiance [J]. Physiol Plant, 157(1): 54-68.

GU LH, PALLARDY SG, TU K, et al., 2010. Reliable estimation of biochemical parameters from C_3 leaf photosynthesis–intercellular carbon dioxide response curves [J]. Plant Cell Environ, 33(11): 1852–1874.

GU LH, SUN Y, 2013. Artefactual responses of mesophyll conductance to CO_2 and irradiance

estimated with the variable *J* and online isotope discrimination methods [J]. Plant Cell Environ, 37(5): 1231-1249.

JIA RF, YIN GT, YANG JC, et al., 2012. Effects of different nutrient deficiency on *Calophyllum inophyllum* L. seedlings [J]. J N For Univ (Nat Sci Ed), 36(6): 33-36.[贾瑞丰，尹光天，杨锦昌，等. 2012. 不同缺素处理对红厚壳幼苗生长的影响 [J]. 南京林业大学学报（自然科学版），36(6): 33-36.]

KING D A, 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings [J]. Funct Ecol, 17(4): 482-488.

LORETO F, TSONEV T, CENTRITTO M, 2009. The impact of blue light on leaf mesophyll conductance [J]. J Exp Bot, 60(8): 2283–2290.

MAROCO JP, BREIA E, FARIA T, et al., 2002. Effects of long-term exposure to elevated CO_2 and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. [J]. Plant Cell Environ, 25 (1), 105-113.

MANTER DK, KERRIGAN J, 2004. A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance [J]. J Exp Bot, 55(408): 2581-2588.

NAKANO H, MAKINO A, MAE T, 1997. The effect of elevated partial pressures of CO_2 on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves [J]. Plant Physiol, 115(1):191-198.

POORTER L, 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits [J]. Funct Ecol, 13(3):396-410.

SAGE RF, 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO_2: The gas exchange perspective [J]. Photosynth Res, 39(3): 351-368.

SAWADA S, KUNINAKA M, WATANABE K, 2001. The mechanism to suppress photosynthesis through end product inhibition in single rooted soybean leaves during acclimation to CO_2 enrichment [J]. Plant Cell Environ, 42(10): 1093-1102.

SUN Y, GU LH, DICKINSON RE, et al., 2013. Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements [J]. Plant Cell Environ, 37(4):978-994.

THOLEN D, ZHU X G, 2011. The mechanistic basis of internal conductance: A theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO_2 diffusion [J]. Plant Physiol, 156(1): 90–105.

THOLEN D, ETHIER G, GENTY B, et al., 2012. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications [J]. Plant Cell Environ, 35(12): 2087-2103.

XIONG D, LIU X I, LIU L, et al., 2015. Rapid responses of to changes of CO_2 concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice [J]. Plant Cell Environ, 38(12), 2541-2550.

YAMORI W, NAGAI T, MAKINO A, 2011. The rate-limiting step for CO_2 assimilation at different temperatures is influenced by the leaf nitrogen content in several C_3 crop species [J]. Plant Cell Environ, 34(5): 764-777.

YAO ZG, WANG ZS, YAN C, et al., 2010. The photosynthesis response to different light intensity for the endangered plant *Parrotia subaequalis* [J]. J N For Univ (Nat Sci Ed), 34(3):83-88.

[姚志刚, 王中生, 颜超, 等, 2010. 濒危植物银缕梅幼苗对不同光强的光合响应[J]. 南京林业大学学报（自然科学版）, 34(3):83-88.]

ZHANG XC, SHANGGUAN ZP, 2009. The responses of photosynthetic electron transport and partition in the winter wheat leaves of different drought resistances to nitrogen levels [J]. Plant Physiol Comm, 45(1):13-18[张绪成, 上官周平, 2009. 抗旱性不同品种的小麦叶片中光合电子传递和分配对氮素水平的响应[J]. 植物生理学通讯, 45(1):13-18.]

ZHANG SR, DANG QL, 2006. Effects of carbon dioxide concentration and nutrition on photosynthetic functions of white birch seedlings[J]. Tree Physiol, 26(5): 1457-1467.

ZHOU BZ, FU MY, 2008. Fine root production and turnover of *Phyllostachys pubescens* stands in Miaoshanwu Nature Reserve [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 30(2): 239-245. [周本智, 傅懋毅, 2008. 庙山坞自然保护区毛竹林细根生产和周转研究[J]. 江西农业大学学报, 30(2): 239-245.]